

ラットにおける吸乳行動に関する研究

宮 本 邦 雄

§ 1 序

哺乳類において、その個体発生の初期に最も重要な行動型の1つとなっているのは吸乳行動 (suckling behavior) である。ラットのような晩熟性哺乳類にとって、吸乳行動によって母親から栄養物を摂取するほかには、自己保存の手段は何もない。さらに、感覚・運動能力、体温調節能力が未発達な新生個体にとり、母親の役割は極めて大きく、その母子相互作用の中心となっているものが、授乳—吸乳関係である (Rosenblatt, 1965)。

吸乳行動は、従来、単純な反射の連鎖と考えられていたが (Kenedy, 1967)、近年の研究によれば、欲求的成分 (appetitive component) と完了的成分 (consumatory component) が、内的・外的事象により規定される複合的な行動形態であり、いくつかの移行段階を呈しながら成体型の摂取行動へと発達していくことが明らかとなってきた。

吸乳行動に関して、以下のような疑問点があげられている (Blass, Hall, & Teicher, 1979)。1) 吸乳行動をコントロールする内的・外的事象は何か、2) それらはどのように発達するのか、3) それらは感覚能力の発達に伴ない変化するのか、4) 母親への依存から栄養的独立への移行 (離乳) はどのように生ずるのか、5) この移行は急激なものか漸進的か、6) 幼体と成体の摂取行動に関する生理的コントロールの相違、7) 幼体はどのようにして摂食範囲を拡張、種に特有の摂取パターンを発達させるのか、8) 幼体はどのようにして食物を選択し回避するようになるのか。

本論文は、ここ10年来行なわれてきたラットの吸乳行動に関するこうした疑問点につい

ての諸研究を概観し、その知見や問題点を整理することを目的としている。

§ 2 吸乳行動の特徴

1. 吸乳行動の成分

吸乳行動は、母親と仔の能動的な働きかけによる同期的な感覚・運動的相互作用の結果として発現する。その成分として、次の4つがあげられてきた。1) 乳頭への接近・定位 (approaching, locating)、2) 吸いつき反応 (nipple attachment; 探索、なめる、くわえる)、3) 非栄養的吸乳反応 (nonnutritive suckling; 休息姿勢で乳頭に吸いついている)、4) 栄養的吸乳反応 (nutritive suckling; 伸展反応 (注)、吸啜反射、えん下反射)。なお、1)~3)が欲求的側面、4)が完了的側面といえよう (Blass et al. 1979)。

吸乳行動に関与する感覚刺激、運動形態は種によって異なり、また発達とともに変化する。例えば、ヤギ・ウシなど早熟性哺乳類の多くは、母子とも立って授乳—吸乳が行なわれ、触覚刺激に支配されているが (Hafez, 1975)、晩熟性哺乳類のうちネコでは、授乳は横たわり姿勢でなされ、温、触、嗅覚刺激が関与している (Ewer, 1959, 1961)。また、ラットでは、授乳姿勢はおおいかぶさりから横たわり等へと変化する (Rosenblatt & Lehrman, 1963)、仔の吸乳姿勢もおお向けや後肢立ちからうつぶせ姿勢へと変化する (Bolles & Woods, 1964)。

このように、吸乳行動は単純で画一的な反射ではなく、いくつかの成分からなる複雑な行動型であり、発達の变化を示す。

注) stretch response

2. 吸乳行動の機能

Blass et al. (1979) によると、吸乳行動の機能には、次のようなものが考えられる。1) 母親から仔へ栄養・水分が送られる径路となる、2) 出生直後の授乳一吸乳エピソードにより、後の母仔関係がある程度決定される（例えば、ヤギでは、出産後5時間母仔分離されると、母親は仔を拒絶してしまう）、3) 吸乳行動から摂食・摂水行動へと移行することにより、仔は自然環境の種々の側面に対処できるようになる、4) 母親から仔へ摂食様式が伝達される可能性がある（摂食場所、食物の選択、Galef & Clark, 1972）、5) 危険から仔を守ったり、安全地帯へはこんだりする（オポッサム、ウッドラット、アカゲザルなど）。

このように、吸乳行動には栄養・水分を摂取するという手段ばかりでなく種々の機能があるが、本論文では主に摂取行動の側面を扱うことにする。

3. 吸乳行動の研究法

成体の摂取行動と異なり、吸乳行動の分析にはいくつかの問題点が含まれている（Blass et al. 1979）。まず、摂取量は母親により制限されていることがあげられる。母親は、仔と一緒にいる時間が限られており、母乳量も限られたものである。逆に、仔に刺激を与えることにより覚醒レベルを上げ、吸乳反応を促進する。さらに、仔の行動が母親に影響を及ぼすが、その仔の行動の種々の側面に不明な点が多い。すなわち、吸乳行動を従属変数として操作を加える場合、授乳一吸乳関係の他の変数も影響を受けてしまう可能性がある。こうした問題点を考慮しながら、これまで用いられてきた実験方法について述べてみたい。

1) 母仔相互作用の行動観察により吸乳行動を測定する方法 (Drewett, Statham, & Wakerley, 1974); 通常場面での授乳一吸乳関係を観察する。静止状態で乳頭に吸いついている非栄養的吸乳反応と、伸展反応を伴なう栄養的吸乳反応を区別し、種々の分析を行なう (Wakerley & Drewett, 1975)。

2) 体重増加を測度とする方法 (Friedman, 1975など); 一定時間の授乳一吸乳の後、体重測定を行ない、体重増加（摂取量）を測度として、種々の分析を行なう。

3) 母親麻酔下で仔の吸乳行動を分析する方法 (Hall, Cramer, & Blass, 1977など); 母親を麻酔し、あお向け姿勢の母体乳頭に対する仔の行動を観察する。ミルク放出は、オキシトシン投与や、口腔へのカニューレ挿入により操作する。母体腹部の刺激特性も操作することができる。

4) 筋電図パターンにより分析する方法 (Brake, Wolfson, & Hofer, 1979など); 母親麻酔下で、吸乳行動に対応する筋電図を記録し分析する。ミルク放出もコントロールできる。

このうち、1)、2)の方法は母親行動、ミルクの放出を統制できないが、3)、4)の方法だとそれが可能であり、吸乳行動の種々の成分を分離できる。近年、後者の方法を用いて多くの研究がなされているが、前者の母親非麻酔下での研究結果との対応づけが必要と思われる。

§ 3 吸乳行動に関する生理的要因について

1. 剥奪の影響

まず、吸乳行動の欲求的側面をなしている乳頭への吸いつき反応の個体発生の経過を、剥奪（母親分離、餌・水剥奪）の影響との関連で概観してみよう。Hall (1975) 及び Hall et al. (1977) によると、仔ラットの乳頭への吸いつき反応の発達には3つの移行期がみとめられる。第1に、11—13日齢以前には、非剥奪ラットは、剥奪群（4, 8, 22時間）と同程度に乳頭を定位し吸いつき反応を示すが、それ以降、非剥奪群の潜時は増大する。第2に、14—16日齢以前には、乳頭に吸いついたら離れないが、それ以降、頻ぱんに離れ別の乳頭に吸いつくようになる (nipple-shifting behavior)。この乳頭を変える反応は、24日齢でピークを

示すこと、剥奪により増加し、ミルク摂取により減少すること、さらに社会的反応であることが報告されている (Cramer, Blass, Hall, 1980)。第3に、21—23日齢以降になると、非剥奪ラットはテスト時間 (5分) 内では吸いつき反応を示さないようになる。また、このほかに、行動の質的变化が生ずる。離乳期が近づくにつれ、母体の口唇部、四肢、生殖器付近の探索、乳頭をひっぱったり、かいだりする反応、テスト装置内の探索が増加する。

剥奪の影響が11—13日齢以前にはみとめられないという報告は他にもあるが (吸いつき反応で、宮本・藤田、1978; Gisel & Henning, 1980)、体重増加 (摂取量) (Friedman, 1975; Houpt & Epstein, 1973) や筋電図 (Brake & Hofer, 1980) を測度とした研究は、剥奪による影響を見い出している。Brake & Hofer (1980) は、麻酔された母親に吸いついている3—5日齢の仔ラットが、あご二腹筋の筋電図によると、20—25秒毎に3種の異なった吸吮反応 (sucking response) を示すことを見い出した。rhythmic run, burst, treadle で、このうち、rhythmic run と treadle の頻度と強度が、剥奪により増大することを報告した。一方、吸いつき反応 (欲求的側面) と摂取量 (完了的側面) が、成体型の摂取行動と同様、直接的な生理的コントロールの下にあるかどうかを検討するために、剥奪に種々の操作を加えた多くの研究がなされてきた。成体の摂食行動を抑制する操作として、1) 胃内負荷 (stomach load)、2) コレシストキニン (cholecystokinin; CCK) 投与、3) 細胞内・外脱水 (intra extra-cellular dehydration)、また、摂食行動を促進する操作として、4) ブドウ糖剥奪 (gluco-privation) がとり上げられてきた。以下、これら種々の実験的操作が吸乳行動の諸側面に及ぼす影響を調べた研究結果をまとめ、生理的要因の発達についてふれてみる。

2. 胃内負荷の影響

まず、乳頭への吸いつき反応についてみて

みると、9—11日齢で、負荷により抑制される (Drewett & Cordall, 1976)、10、20日齢で、栄養的 (ミルク)、非栄養的 (生理的食塩水) 負荷により影響を受けない (Hall & Rosenblatt, 1978) という相反する結果が得られている。摂取量について、Hall & Rosenblatt (1977) は、麻酔下の母親に吸いついている仔の口腔内にカニューレでミルクを注入する方法を用いて、摂取量の調節能力を調べた。5、10日齢で、8時間剥奪の後、体重の10%以上の摂取量を示し、呼吸困難になってからやっと吸乳反応を停止したが、20日齢では、通常量 (体重の5%) 摂取すると乳頭を離れた。さらに、あらかじめ胃内に負荷を与えた場合には、10日齢で、負荷が栄養的かどうかに関係なく摂取量は抑制されたが、20日齢では栄養的負荷のほうが効果的であった (Hall & Rosenblatt, 1978)。体重増加を測度とした場合、Houpt & Epstein (1973) は、1—7日齢で、剥奪 (4時間、乳頭結紮を受けた養母にあずけられる) の後、実母に戻し4時間の授乳—吸乳により体重増加がみられること、さらに、3—7日齢で、剥奪後胃内負荷を行なうことにより、その体重増加が抑制されることを見い出した (栄養価には関係がない)。また、Houpt & Houpt (1975) も同様の結果を得ている。Friedman (1975) は、ミルク供給量が制限されることを防ぐため、8時間毎に養母をとりかえるという方法を用いて、剥奪及び胃内負荷の摂取量 (体重増加) に及ぼす影響を検討した。10日齢で、剥奪 (8時間) を受けることにより摂取量は増加し、ミルク、蒸留水の胃内負荷により摂取量は低下したが、クリームや生理的食塩水は効果がない。以上の結果をまとめてみると、吸いつき反応には一致した結果が得られなかったが、摂取量については、3日齢から胃内負荷による抑制効果がみとめられた。ただし、吸乳反応により摂取する場合には、5、10日齢で、吸いつき反応を停止することは困難のようである。さらに、20日齢頃になると負荷の栄養分に対する感受性が発達することが示唆された。

3. CCK 投与の影響

Blass et al. (1979) は、乳頭への吸いつき反応と摂取量に及ぼすCCK投与の影響を調べた。麻酔下の母親への吸いつき反応中に、ミルクがカニューレで口腔内に注入される。テスト前に、生理的食塩水、10、20、40UCCK/kg B. W. をI. P. 注射した。剥奪は24時間で、5、10、15、20日齢の仔ラットについて分析を行った。その結果、CCKは吸いつき反応の潜時を増大させないこと、摂取量については、5、10日齢で影響がみられないが、15日齢で40 UCCK/kg B. W.、20日齢で全薬量で抑制効果がみられることがわかった。すなわち、CCKに対する反応については、20日齢で成体レベルの感受性を持つようになることが示された (Cf, Smith & Gibbs, 1976)。

4. ブドウ糖剥奪の影響

Haupt & Epstein (1973) は、3—7日齢、3、4、5日齢のラットについて、2—デオキシ—D—グルコース注射によるブドウ糖剥奪の摂取行動に及ぼす影響を検討した。ブドウ糖利用率の低下は、4週齢までは効果を持たず、摂取量の促進は5週齢で出現することがみとめられた。一方、吸乳行動の欲求的側面である吸いつき反応潜時と摂食行動潜時を測度として、Gisel & Henning (1980) は、10、14、17、21、24日齢ラットについて、ブドウ糖剥奪の影響を検討した。その結果、吸いつき反応潜時には24日齢で、摂食反応潜時には21、24日齢で、ブドウ糖剥奪による潜時の低下がみとめられた。欲求的成分 (吸いつき反応) のほうが完了的成分 (摂取量) よりも早い時期に発達するという、他の生理的要因に対する反応とは若干異なる傾向が示された。

5. 脱水の影響

成体型の摂取行動と吸乳行動を比較する際に、摂食メカニズム・摂水メカニズムのいずれによりコントロールされているかが問題となる。成体では、脱水により摂食反応は抑制

されるが摂水反応は促進される。そこで、Blass et al. (1979) は、6—23日齢ラットについて、4、24時間剥奪条件下で、細胞内、細胞外脱水 (NaCl, P. G. 注射による) の吸乳行動に及ぼす影響を検討した。15日齢以前には影響はみられないが、15日齢以降、脱水 (特に細胞内) により、吸いつき反応が抑制された。剥奪時間をのばすとその効果は弱まること、吸いつき反応を示さない仔に水を飲ませると反応が生ずることがわかった。これらの結果は、成体にみられる脱水性の食欲不振と類似している。これとは逆に、体重増加を測度として、脱水のミルク摂取量に及ぼす影響を検討した Friedman (1975) は、10日齢で、脱水 (特に細胞外) によりミルク摂取が促進されることを報告し、吸乳行動が成体の摂水行動と類似していることを指摘した。Blass et al. (1979) は、10日齢で吸いつき反応に脱水作用は影響を及ぼさないとしているが、摂取量は促進している可能性は残っている。種々の日齢で、摂取量を測度として脱水の影響を検討する必要がある。

ここで、吸乳行動における種々の生理的要因に関する結果をまとめてみたい。これまでみてきたように、吸乳行動の欲求的側面 (吸いつき反応) と完了的側面 (ミルクの摂取) は、同期して移行するわけではないことが示された。両側面を分離して、生理的要因の影響について発達の変化を述べる。まず、剥奪により促進効果がみられるのは、吸いつき反応で11—13日齢頃から、摂取量では1—3日齢からである。胃内負荷による抑制効果は、吸いつき反応では、9—11日齢でみられるという報告と20日齢以降という報告があり一致していないが、摂取量は3日齢で抑制される。CCKに対する感受性は、吸いつき反応では20日齢でみられないが、摂取量では15—20日齢で抑制効果がみとめられる。また、ブドウ糖剥奪による促進効果は、吸いつき反応には24日

注) P. G. (ポリエチレングリコール) は、血液量減少 (hypovolemia) をひき起こし、脱水症状を生じさせる。

齢で、摂取量には30～35日齢でみとめられた。脱水作用に対する反応は、10～15日齢でみられるが一致した結果は得られていない。

以上のように、吸乳行動の完了的成分が、欲求的成分よりも先行して成体型のパターンを示すようになることがわかる。さらに、生理的コントロールの発達は、剥奪、胃内負荷、CCK、ブドウ糖剥奪の順に出現し、成体形の反応性が完成するのは30～35日齢である。ちょうどこの頃は、離乳過程が終了し吸乳行動は消失する。離乳過程と摂食・摂水行動の発達については後の節で考察する。

§ 4 吸乳行動に関する感覚的要因について

1. 感覚受容器、中枢破壊の影響

吸乳行動を解発し、方向づけている刺激は何であろうかという問題に対し、2つのアプローチがとられてきた。すなわち、末梢的感覚受容器や中枢破壊の影響を検討する方法と、刺激を除去したり変えたりすることによる行動上の変化を調べる方法である。前述のように、ラットの新生仔は視・聴覚系が未発達であり、吸乳行動の外的コントロールに関し、嗅・触・温覚が重要と考えられ、特に嗅覚系については多くの研究がなされてきた。Singh & Tobach (1975)は、2、7、10日齢の仔ラットについて両側性の嗅球除去を行ない、4～16日齢における吸乳行動に及ぼす影響を行動観察により調べた。嗅球除去を受けた仔の10日齢での生存率は低く、体重増加も抑制された。母性行動には顕著な差はみられず、嗅球破壊を受けた仔は無臭症(anosmia)のため吸乳反応が少なく、母親や同腹仔から離れている時間が長い。嗅球破壊による生存率の低下は、Kling (1964)、Rouger, Tobach & Scheirla (1967)も報告しているが、特に12日齢以前が顕著であった。しかし、Teicher、Flaum、Williams、Eekherdt、& Lumia (1978)は、2日齢で両側性の嗅球破壊を受けた仔が、90%以上の生存率を示し、体重増加

率も統制群とあまり差がないことを見い出した (ZnSO₄を用いた末梢的無臭症と同程度、Singh, Tucker, & Hofer, 1976)。母親麻酔下での乳頭への吸いつき反応は極度に低下しており、嗅覚を失っても他の手掛りを利用して吸乳行動を維持していることが示唆された。

以上のように、嗅覚系が吸乳行動のコントロールに重要な役割を果たしていることが示されたが、Hofer, Fisher, & Shair (1981)は、1、7、12、17日齢仔ラットで、眼窩下神経を切断し鼻部周囲の感覚欠損をもたらすことにより、触覚系の役割を検討した。処理ラットは、鼻部周囲が麻酔され少なくとも1日間は吸いつき反応が阻害された。7日齢仔は吸いつき反応が回復せず3～6日間で全て死亡した。17日齢では、もし個型食物を摂取していると体重減少を示さなかったが、授乳に依存していると処理後2日間体重が減少した。12日齢では、3日間体重が減少し、25%の仔は回復できなかった。行動観察によると、処理を受けると乳頭を正確に定位することができるが、吸いつくことはできなかった。こうした結果は、吸いつき反応の協応にとり触刺激が重要なことを示している。

2. 刺激除去の影響

母体の刺激を除去したり変えたりすることにより感覚的要因について検討する方法を用いた場合にも、嗅覚刺激を扱った研究が多い。嗅覚系操作は、中枢的にも末梢的にも問題が多いことから、麻酔下の母親の刺激面を操作することにより多くの知見が得られている。Blass, Teicher, Cramer, & Bruno (1977)は、母体腹部の感覚刺激側面を変えることにより、乳頭への吸いつき反応の外的コントロールを検討した。聴覚・視覚が未発達な、2、5、8、11日齢の仔ラットについて、以下の処理を受けた麻酔下の母親に対する吸いつき反応が調べられた。a) 温覚; 皮膚温を28℃、31℃に低下、b) 触覚; 体毛除去、c) 温覚+触覚、d) 嗅覚; 塩化メチルとアルコールで乳頭付近をを洗浄。乳頭付近の洗浄により吸いつき反応は生じなくなり、洗浄抽出液や仔の

だ液を乳頭に付けることにより回復した(Teicher & Blass, 1976)。さらに、15、20、25、30日令の仔ラットについて、同様の処理の影響が調べられた(Bruno, Teicher, & Blass, 1980)。洗浄処理のみが吸いつき反応を阻害し、抽出液、仔のだ液を付けることにより反応が回復した。開眼後のラットも、より幼若な仔と同様、嗅覚的刺激作用が吸いつき反応を方向づけていることが示された。温・触覚については、より詳細に分析してみると、体温低下は12日齢で阻害効果を持つこと、さらに、体毛除去は、母親腹部に仔を置きテストする場合には反応潜時がややのびるが、実験者が仔を手を持って乳頭に鼻部をつけると影響がみられないことがわかった。体毛は、仔を乳頭へ導いたり、覚醒させたりする役割を持っているようである(Blass et al. 1977)。また、Hofer, Shair, & Singh(1976)も、洗浄法(アセトン・アルコール)を用いて嗅覚刺激が重要であることを報告している。この嗅覚物質がいかなるものなのかという問題について、Singh & Hofer(1978)は、8、9日齢で、乳頭洗浄後、母体にオキシトシンを注入することにより、乳頭が結紮されていても吸いつき反応が生ずることを見出した。これは、母乳でない乳頭付近の他の物質が嗅覚手掛りとなっていることを示している。一方、前述のように Teicher & Blass(1976)は、4、5日齢仔ラットで、乳頭洗浄により吸いつき反応が生じなくなること、さらに洗浄抽出液か仔のだ液をつけると回復することを示した。それでは、出生直後の吸乳反応は、乳頭のいかなる嗅刺激により解発されるのだろうか。

3. 最初の吸乳反応について

前述の疑問点について、Teicher & Blass(1977)は、出産過程を観察し最初の吸いつき反応が生ずる前に、新生仔の吸いつき反応を次のような刺激操作を行なってテストした。a)無洗浄、b)洗浄、c)洗浄+羊水、分娩後の母親のだ液、尿、洗浄液、処女雌のだ液、

生理的食塩水、バニラ抽出液を乳頭に付ける。これらのうち洗浄液、羊水、母親のだ液が吸いつき反応を生じさせるのに有効であった。つまり、羊水とだ液が最初の吸いつき反応をひきおこす。同一食物を摂食する処女雌のだ液は効果をもたないことから、母親のだ液は羊膜を摂食することにより変化したのであろう。哺乳類の胎児は、妊娠第3期には外環境(羊水)に生ずる化学的変化を検出し反応するための嗅覚的・味覚的メカニズムを持っていることが報告されていることから(Blass et al. 1979)、最初の吸いつき反応は羊水が重要な役割を果していると思われる。

では、嗅覚刺激が、羊水から仔のだ液への移行はどのように生じているのだろうか。Teicher(1977)は、吸乳反応が生ずる前に、以下の吸いつき反応テストを行なった。1) 1回目の吸乳経験は実験者が仔を手を持って行なう。2) その後、乳頭だけを洗浄し、はじめて吸乳反応を経験する仔と吸乳経験(手に持たれてはいたが)のある仔の吸いつき反応をテストする。3) 3回目には、羊水を乳頭につけてテストを行なう。さらに、乳頭を含む腹部全体を洗浄する点を除き、同じ手続きでテストを行なった。その結果、吸いつき反応を経験することにより、乳頭が洗浄されても影響はないこと、腹部全体を洗浄すると吸いつき反応レベルが低下することがわかった。これは、通常の事態では、吸乳経験によって腹部の嗅覚刺激(羊水など)に対する感受性が高まり、その後も存在する刺激(仔のだ液など)に連合されやすくなっていることを示唆している。Blass et al.(1979)は、この条件づけは生後2日間で生ずるのであろうと想定している。

4. 母仔の同期性

母性行動の移行過程と仔の行動発達とが同期していることはよく知られているが(Roserblatt, 1965)、吸乳行動と母親の授乳日齢にも同期性がみとめられることが報告されている。Holloway, Dollinger, & Denenberg

(1978)は、12時齢から10日齢の仔ラットで、麻酔された母親の授乳日齢が少なくとも7日異なると、吸いつき反応レベルが低下することを見出した。しかし、この傾向は10日齢では明日でなく、テスト時間(昼、夜)、剥奪の有無に依存していた。これは、吸乳行動について、母親の授乳日齢(それに伴う形態的变化)と仔の日齢が同期していることを示している。また、宮本(1979)は、授乳日齢の異なる異母(1—7日母、16—22日母)と実母を麻酔下でテスト刺激として用いて、1—21日齢仔ラットの吸いつき反応に及ぼす母親の授乳日齢の影響を検討した。その結果、1日齢と21日齢では、授乳日齢が仔の日齢と異なると吸いつき反応が阻害されることがみとめられた。しかし、11、16日齢では授乳日齢の影響はみられなかった。直接吸乳行動について調べた研究ではないが、Holloway, Dollinger, & Denenberg(1979)は、生存率と体重増加を測度として、母親環境の影響を検討した。新生仔ラットが、生後1—12時齢に、a)保温器に入れられる、b)10日授乳日齢の養母に養育される、c)実母に養育されるという操作を受け、その後、離乳時まで実母か10日授乳日齢の養母に育てられた。実母・実母群、実母・養母群が離乳時に100%の生存率を示したのに対し、保温器・実母群は90%、養母・実母群は70%、養母・養母群は50%、保温器・養母群は0%であった。また、体重増加は、実母・養母群、養母・養母群が低いことがみとめられた。これらの結果は、最大の生存率と体重増加が生ずるためには、離乳前の2時期において、母仔の同期性が重要であることを示唆している。

§ 5 吸乳行動に関する経験の要因について

1. 吸乳行動の維持における経験の役割

前節で述べたように、吸いつき反応をひき起こす刺激が、羊水から仔のだ液へと移行するのに、条件づけのような連合過程が生じて

いる可能性が論じられた。また、生後第1日の吸乳行動の発現・維持に経験の要因が関与していることが報告されている。Dollinger, Holloway, & Denenberg(1978)は、ラットの生後24時間の吸いつき反応の発現に関する要因を調べた。麻酔下の母親に対する吸いつき反応のレベルは、1時齢で低く、12、24時齢で上昇することがわかった。この1時齢仔ラットの吸いつき反応は、テスト母親(1、12時間授乳)、胃内のミルクの有無、母性行動には関係がなかった。1時齢から12時齢の間に生ずる要因を、乳頭結紮を受けた母親を用いることにより、乳頭への接触経験とミルク摂取の経験とに分離したところ、吸いつき反応の上昇はミルク摂取とは関係なく、乳頭への接触経験が重要であることがわかった。先述のように、初期の母仔分離により、母仔のつながりが絶たれ、母性行動が消失してしまうことが報告されているが(Rosenblatt & Lehrman, 1963)、仔の吸乳行動に及ぼす影響はどうか。Stoloff, Kenny, Blass, & Hall(1980)は、吸乳行動の維持における経験の要因を検討した。2、5日齢で母仔分離を行ない、その後、人工授乳で育て、10、15、20日齢で、麻酔下の母親への吸いつき反応をテストした。5日齢での分離は吸いつき反応に影響しなかったが、2日齢での分離は反応率が25%に低下した。母仔共生場面に戻しても、吸乳反応が生ずるまでに1.5~2日間かかった。この阻害効果を生じさせている経験的要因は何かを調べるために、麻酔された母親を用い、生後3、4日齢で、次の経験を与えた。1)吸乳反応の経験剥奪、2)乳頭探索のみ(5分間×12)、3)吸いつき反応のみ(60分間)、4)吸いつき反応のみ(5分間×12)、5)探索と吸いつき反応(10分間×6)、6)探索と吸いつき反応(5分間×12)、7)通常の養育。その結果、探索と吸いつき反応を経験した群(6、7)が、吸いつき反応の回復を示した。すなわち、吸乳行動の維持には、乳頭を探索し、定位し、吸いつく経験が必要なことが示された。また、5日齢でコントロール・レベルの吸いつき反応

を示した6、7群のラットも10日齢では、12、29%と低下した。これは、5日齢以降、吸いつき反応を維持するためには、吸乳反応にミルク放出が随伴することが必要であることを示唆している。

2. 道具的学習の誘因としての吸乳行動

第2節で述べたように、吸乳行動は欲求的側面（接近、定位、吸いつき反応、非栄養的吸乳反応）と完了的側面（栄養的吸乳反応；伸展反応、吸啜反応、えん下反射）からなる複合的な行動型である。この欲求的成分は、仔ラットに、吸乳行動をするために麻酔下の母親に接近するという課題を与えることにより、完了的成分と分離することができる。この方法によって、吸乳反応は、道具的学習の誘因としての機能を持つことがわかってきた。Amsel, Burdette, & Letz (1976) は、麻酔下の母親に吸いつく反応を報酬とすると、10日齢で、直線走路の走行時間が試行毎に短縮することを見出した。Kenny & Blass (1977) は、弁別課題を用いて、Y迷路の目標箱の一方に麻酔下の母親、他方に腹部をガーゼでおおった母親をおき選択させた（7—23日齢）。非栄養的吸乳反応を可能にする目標に対し、選好（8/10反応）が全ての日齢でみとめられた。すなわち、剥奪を受けた仔ラットにとって、非栄養的吸乳反応は、接近反応及び弁別学習の強化となり得ることが見い出された。さらに、Kenny, Stoloff, Bruno, & Blass (1979) は、栄養的吸乳反応と非栄養的吸乳反応の誘因価のちがいを検討した。10、12、17、21日齢の仔ラットを用い、24時間剥奪下で、空間弁別課題（Y迷路）における、栄養的吸乳反応（カニューレによりミルクを注入）と非栄養的吸乳反応との選好が調べられた。17、21日齢仔ラットは、非栄養的吸乳反応よりも栄養的吸乳反応を好み、10、12日齢仔はこうした選好を示さなかった。11—16日齢で、母親剥奪・人工授乳で育てても、17日齢の栄養的吸乳反応への選好は影響を受けなかった。すなわち、正常な選好が発達するためには、

この時期に吸乳行動の全成分が生じなくてもよいこと、吸乳反応とミルク放出が随伴しなくてもよいことを示している。一方、Stanton, Dailey, & Amsel (1980) は、11、14日齢の仔ラットに対し、麻酔下の母親への吸乳反応を報酬とする次の条件下で、直線走路の単一交替課題を与えた。a) 栄養的吸乳反応と無報酬（母親と接触できない）、b) 非栄養的吸乳反応と無報酬、c) 栄養的吸乳反応と非栄養的吸乳反応。その結果、全ての条件下で、両日齢において、成体と同様の単一交替パターンがみとめられた。パターン化された反応は、栄養的吸乳反応と無報酬の場合に最も速く生じし明白にみられた。これは、11日齢で、栄養的吸乳反応と非栄養的吸乳反応の弁別が可能であること、誘因価が異なることを示している。選好の発現日齢が異なるのは、弁別課題の困難さが異なることによるのかもしれない。

§ 6 離乳と摂食・摂水行動の個体発生

1. 摂食・摂水行動の個体発生

離乳期をむかえたラットは、巣内から出て周囲の環境を探索し、栄養分・水分の要求を満たすために食物を選択せねばならない。しかし、離乳仔は母親に依存する面も多く、独立の摂食・摂水行動の個体発生は漸進的に進行する過程であり、発達初期からその萌芽がみとめられる。この過程に関して、Blass *et al.* (1979) は、以下のような疑問点を提出している。1) 離乳期の仔の摂食・摂水行動は、成体と同じ量的質的コントロールの下にあるのであろうか、2) こうしたコントロールの出現・発達はいかなる経過をとるのか、3) こうしたコントロールの発現、食物選択に関与する特定の経験があるのか、4) 以前接近していた母親を拒否するようになるのはなぜか。

摂取行動の個体発生及びそのコントロールについては、Hall とその協同研究者たちが一連の報告を行なっている。まず、Hall (1979b) は、カニューレによる口腔内へのミルク注入

に対する1—20日齢ラットの行動及び摂取量を調べた。1—6日齢の仔ラットは、24時間剥奪後、ミルク注入により強い行動的活性化を示した。それ以降の仔はそうした反応をとらず、摂取に関連し、食物に向けられた行動型を示した。これらの結果は、出生直後から、仔ラットは吸乳行動とは別の能動的な摂取形態をとることができること、その摂取は生理的コントロールの下にあること、食物は幼若な仔にとり賦活作用を持つこと、成長するにつれ、摂取反応は無方向的な活性化から方向性のあるものへと発達することを示している。さらに、Hall & Bryan (1980)は、保温されている場合、3日齢以降の仔は、床に散在している食物を摂取すること、その摂取量は剥奪の程度に対応したものであることを見出した。この摂取行動は、種々の点で成体の行動と類似していたが、食物が床の一部に集中されると摂食反応は生じなかった(9—12日齢以前)。これは、その摂食行動を方向づけることができないことによっているらしい。口腔内に注入されたミルクを摂取する場合でも、直接摂食する場合でも、環境温度が高い(38°C)ことが、活発な自発的行動、摂取行動が活性化されるための条件となっていることが報告されている(Johanson & Hall, 1980)。さらに、Hall & Bryan (1981)は、ショ糖とキニーネを口腔内に注入することに対する反応から、味覚の発達についても言及している。水とショ糖の弁別は、3日齢で口を動かす反応及び一般的活動に、6日齢からは摂取量にあらわれた。水とキニーネの弁別は、行動的にも摂取量にも9日齢までみられず、成体の定型的な嫌悪反応は12日齢まで出現しなかった。しかし、15日齢には、ショ糖に対する選好とキニーネに対する嫌悪反応が明日にみとめられた。自発的摂食反応は、14日齢頃出現し、環境からの摂取量は母乳供給量の低下に伴ない増加する(Rosenblatt & Lehrman, 1963)。また、母仔分離、食物剥奪(8時間)後の仔ラットの摂取行動が、吸乳から摂食へと移行するのは26日齢頃であることが報告されている(宮本・

藤田, 1980)。また、前述のCCKは、18日齢でリヒター・チューブからのミルク摂取量を抑制し(Blass et al. 1979)、20日齢で湿ったペレットの摂取量を抑制する(Bernstein, Lotter, & Zimmerman, 1976)。体重のコントロールが発達するのは、性成熟後である。それ以前は、体重あたりの摂取量を成体レベルと比較すると過食的であり、視床下部腹内側核損傷の効果と類似しているが(Teitelbaum, Cheng, & Rozin, 1969)、これには、成長ホルモンが関与していることが示唆されている。

摂取行動の個体発生は、細胞内脱水に対する反応として研究されてきた。まず、細胞内脱水に対する反応は、2日齢でみとめられ、口腔内に注入された水を摂取する。ミルク摂取量は低下する(Wirth & Epstein, 1976)。6日齢になると、4時間剥奪されるとミルクに対し接近反応を示すが、1MNaClや水を拒否する。脱水により水も摂取するが、NaCl溶液は少し飲んで拒否する。ここで、2種の成分(溶液に対する接近、水の摂取)が加わる(Blass et al., 1979)。14日齢の仔ラットは、脱水によって、保温された水口から摂水を行なう(Almli, 1973)。さらに、Krecek & Krecekova (1957)によると、16日齢からの、ミルクと水の選好は離乳経験に依存する。固型食物あるいは濃縮ミルクと水で離乳すると水を選択し、通常のミルクで離乳するとミルクを選択する(28—30日齢まで)。さらに、前述のように、15、16日齢で、細胞内脱水は吸乳反応を抑制するが、摂水によりこの抑制効果は除去される(Blass et al., 1979)。細胞内脱水に対する摂水コントロールが成体と同程度の正確さをもつのは30日齢頃である(Adolph et al., 1954)。摂水行動の出現経過をまとめてみると、2日齢で吸飲(えん下)反応、6日齢で水に対し頭部を向け、なめる反応、14日齢で水口からの摂水(脱水に対し摂水反応は示さない)、16日齢で、脱水に対し水に接近し、摂水反応を示す(吸乳反応は抑制される)、28—30日齢で量的コントロールが可能となる。

2. 離乳過程に関する要因について

吸乳行動が減衰し、独立の摂食行動が発現するのは、成熟により抑制されるからなのか、あるいは、母親の行動的变化や母乳の質的・量的変化を経験するからなのだろうか。この問題を検討するため、Williams, Hall, & Rosenblatt (1980) は、20、25日齢の仔ラットで、吸乳行動のコントロールに口腔内刺激及び栄養的刺激がどの程度寄与しているのかを調べた。22時間剥奪後の仔ラットに胃内に直接ミルクを注入し、吸いつき反応テストを行なったところ、両日齢とも抑制効果はみとめられなかった。これは、摂食反応（吸乳あるいは摂食）に伴う口腔刺激が、吸いつき反応の飽和にとり必要であるらしいことを示している。さらに、食物摂食を許してから、吸いつき反応テストを行なったところ、20日齢では影響がみられなかったが、25日齢で吸いつき反応は抑制された。すなわち、20日齢までは、吸乳反応の剥奪が吸いつき反応をひきおこすのは、それに伴う食物剥奪効果よりも刺激剥奪効果によるらしい。25日齢になると、吸乳反応の飽和を生じさせる口腔内刺激作用のタイプが増大する。すなわち、摂食反応による刺激作用も、吸乳反応を抑制するようになる。吸乳行動をコントロールする刺激のこうした変化は、母体の感覚的・行動的变化、あるいはリター内での経験事象に強く依存しているわけではなかった。すなわち、吸乳行動から独立の摂食行動への移行は、神経系の成熟に依存していると考えられる。

一方、食物の選択に関しては、経験的要因が重要であることが報告されている。仔ラットの摂食パターンは2つのメカニズムにより獲得される。第1に、母乳の味覚刺激によって食物の選好が規定される (Galef, & Sherry, 1973)。第2に、仔ラットは巣外では母親の周辺で摂食行動を行なうため、成体と同じ食物を摂取することになる (Galef & Clark, 1971)。さらに、摂食行動の欲求的側面が経験の影響を受けている可能性があるが不明である。

§ 7 要約と結論

本論文は、ラットの吸乳行動の発達的变化と成体型の摂食行動への移行過程について論述し、吸乳行動をコントロールする生理的・感覚的要因について考察してきた。まず、吸乳行動の移行過程について、その欲求的側面（吸いつき反応）と完了的側面（摂取量）を分離することにより、種々の要因の分析が可能となった。

その経過をまとめてみると、一般に、完了的成分が欲求的成分に先行して発達することがわかる。まず、10—13日齢以前は、吸いつき反応は剥奪の影響を受けないが、摂取量には、1—3日齢で促進効果がみられる。その後、体内事象（胃内負荷、3日齢；脱水、10—15日齢；CCK投与、15—20日齢；ブドウ糖剥奪、30—35日齢）が摂取量に影響を及ぼすようになるが、吸いつき反応への効果がみとめられるのは3週齢以降である。4—5週齢に成体型のコントロールが出現するが、この頃離乳が終了する。11—14日齢以前の吸乳は、それ自体が誘因価を持っており、栄養的結果が重要となるのはそれ以降からである。さらに、吸いつき反応を解発する外的事象としては嗅覚刺激が重要であり、出生直後に羊水から仔のだ液へと移行する。これには条件づけ過程が関与しているらしい。経験の要因は、また、吸乳行動の維持に大きな役割を果たしている。5日齢までは、乳頭を探索して吸いつくという経験が重要であり、その後、吸乳反応にミルク摂取が随伴することが必要となる。さらに、吸乳行動から摂食・摂水行動への移行は、15—30日齢にわたる漸進的過程であり、口腔内刺激作用の役割が指摘され、成熟を反映していることが示唆された。

今後の課題として、次の3点をあげることができよう。1) 本論文で取り上げた研究の多くは、授乳—吸乳関係における変数操作の問題から母親麻酔下で行なわれていた。確かにこの方法をとることによって、吸乳行動に関する種々の要因が分析可能となったが、通常、

吸乳行動は母性行動との相互作用のもとに発現する。例えば、吸乳行動の日周性などについては、母仔共生場面での研究が不可欠となる。母親行動を統制して得られた知見を、通常の場面で検討する必要がある。第2に、吸乳行動は単純で固定的な反射の連鎖ではないことが示されたが、それでは、その運動形態はいかなる変化を示すのであろうか。ラットは、離乳前において、種々の反射・身体的運動を示しながら成体型の運動形態を発達させる。こうした運動能力の発達と吸乳行動の運動形態の変化の対応づけは興味深い問題であらう。3)最後に、本論文では対象をラットに限ってきたが、早熟性哺乳類や、食性の異なる種の比較研究も重要と考えられる。ヒトにおいても、種々の文脈の中で吸乳行動が研究されているが、未知の部分が多い。

引用文献

- Adolph, E. F., Barker, J. P., & Hoy, P. A. 1954 Multiple factors in thirst. *Amer. J. Physiol.*, 178, 538-562. cited by Blass et al. 1979
- Almli, C. R. 1973 The ontogeny of the onset of drinking and plasma osmotic pressure regulation. *Develop. Psychobiol.*, 6, 147-158.
- Amsel, A., Burdette, D. R., & Letz, R. 1976 Appetitive learning, patterned alteration, and extinction in 10-day-old rats with non-lactating suckling as reward. *Nature* (London) 262, 816-818.
- Bernstein, I. L., Lotter, E. C., & Zimmerman, J. C. 1976 Cholecystokinin-induced satiety in weanling rats. *Physiol. Behav.*, 17, 541-543.
- Blass, E. M., Hall, W. G., & Teicher, M. H. 1979 The ontogeny of suckling and ingestive behaviors. In *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology* Vol. 8 (Sprague, J. M., & Epstein, A. N. eds), Academic Press, New York.
- Brass, E. M., Teicher, M. H., Cramer, C. P., Bruno, J. P., & Hall, W. G. 1977 Olfactory, thermal, and tactile controls of suckling in preaudial and previsual rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91, 1248-1260.
- Blass, E. M., Kenny, J. T., Stoloff, M., Bruno, J. P., Teicher, M. H., & Hall, W. G. 1979 Motivation, learning, and memory in the ontogeny of suckling in albino rats. In *The Ontogeny of Learning and Memory* (Spear, N. E., & Campbell, B. A. eds), L. E. A. Hillsdale,
- Bolles, R. C., & Woods, P. J. 1964 The ontogeny of behavior in the albino rat. *Animal Behav.*, 12, 427-441.
- Brake, S. C., & Hofer, M. A. 1980 Maternal deprivation and prolonged suckling in the absence of milk alter the frequency and intensity of suckling responses in neonatal rat pups. *Physiol. & Behav.*, 24, 185-189.
- Brake, S. C., Wolfson, V., & Hofer, M. A. 1979 Electromyographic patterns associated with nonnutritive suckling in 11-13-day-old rat pups. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 93, 760-770.
- Bruno, J. P., Teicher, M. H., & Blass, E. M. 1980 Sensory determinants of suckling behavior in weanling rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, Vol. 94, 115-127.
- Cramer, C. P., Blass, E. M., & Hall, W. G. 1980 The ontogeny of nipple-shifting behavior in albino rats; Mechanisms of control and possible significance. *Develop. Psychobiol.*, 13, 165-180.
- Dollinger, M. J., Holloway, W. R., & Denenberg, V. H. 1978 Nipple attachment in rats during the first 24 hours of life. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 92, 619-626.

- Drewett, R. F., Statham, C., & Wakerley, J.B. 1974 A quantitative analysis of the feeding behavior of suckling rats. *Animal Behav.*, 22, 907-913.
- Drewett, R. F., & Cordall, K. M. 1976 Control of feeding in suckling rats; Effects of glucose and of osmotic stimuli. *Physiol. Behav.*, 16, 711-717.
- Ewer, R. F. 1959 Suckling behavior in kittens. *Behav.*, 15, 146-162.
- Friedman, M. I. 1975 Some determinants of milk ingestion in suckling rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 89, 636-677.
- Galef, B. G., & Clark, M. M. 1972 Mother's milk and adult presence: Two factors determining initial dietary selection by weanling rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 78, 220-225.
- Gisel, E.G., & Henning, S.J. 1980 Appearance of glucoprivic control of feeding behavior in the developing rat. *Physiol. Behav.*, 24, 313-318.
- Hafez, E.S.E. 1975 *The Behavior of Domestic Animals 3rd ed.* Williams & Wilkins, Baltimore.
- Hall, W.G. 1979 Feeding and behavioral activation in infant rats. *Science*, 205, 206-209.
- Hall, W.G. 1979b The ontogeny of feeding in rats: I Ingestion and behavioral responses to oral infusions. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 93, 977-1000.
- Hall, W.G., & Bryan, T.E. 1980 The ontogeny of feeding in rats: II Independent ingestive behavior. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 94, 746-756.
- Hall, W.G., & Bryan, T.E. 1981 The ontogeny of feeding in rats: Taste development as measured by intake and behavioral responses to oral infusions of sucrose and quinine. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 95, 240-251.
- Hall, W.G., & Rosenblatt, J.S. 1977 Suckling behavior and intake control in the developing rat pup. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91, 1232-1247.
- Hall, W.G., & Rosenblatt, J.S. 1978 Development of nutritional control of food intake in suckling rat pups. *Behav. Biol.*, 24, 413-427.
- Hall, W.G., Cramer, C.P., & Blass, E.M. 1975 Developmental changes in suckling of rat pups. *Nature*, 258, 318-320.
- Hall, W.G., & Cramer, C.P., & Blass, E.M. 1977 Ontogeny of suckling in rats: Transitions toward adult ingestion. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91, 1232-1247.
- Hofer, M.A., Fisher, A., & Shair, H. 1981 Effect of infraorbital nerve section on survival, growth, and suckling behaviors of developing rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 95, 123-133.
- Hofer, M.A., Shair, H., & Singh, P. 1976 Evidence that maternal ventral skin substances promote suckling in infant rats. *Physiol. Behav.*, 17, 131-136.
- Holloway, Jr. W.R., Dollinger, M.J., & Denenberg, V.H. 1978 Differential nipple attachment by the neonatal rat. *Behav. Biol.*, 24, 428-441.
- Holloway, Jr. W.R., Dollinger, M.J., & Denenberg, V.H. 1979 Effects of perinatal rearing environments upon survival probability and body weight in the rat. *Behav. Neural Biol.*, 27, 368-373.
- Huopt, K.A., & Epstein, A.N. 1973 Ontogeny of controls of food intake in the rat: GI fill and glucoprivation. *Amer. J. Physiol.*, 225, 58-66.
- Huopt, K.A., & Huopt, T.R. 1975 Effects of gastric loads and food deprivation on subsequent food intake in suckling rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 88, 764-772.

- Johanson, I.B., & Hall, W.G. 1980 The ontogeny of feeding in rats; Thermal determinants of early ingestive responding. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 94, 977-992.
- Kennedy, G.C. 1957 The development with age of hypothalamic control of food intake upon the appetitive of the rats. *J. Endocrinol.*, 16, 9-17. cited by Blass et al. 1979.
- Kennedy, G.C. 1967 Ontogeny of mechanisms controlling food and water intake. In *Handbook of Physiology, Sec. 6: Alimentary Canal, 1, Control of Food and Water Intake* (C.F. Code, ed.) Amer. Physiol. Soc., Washington, D.C. cited by Blass et al 1979.
- Kenny, J.T., & Blass, E.M. 1977 Suckling as an incentive to instrumental learning in the preweanling rat. *Science*, 196, 898-899.
- Kenny, J.T., Stoloff, M.L., Bruno, J.P., & Blass, E.M. 1979 Ontogeny of preference for nutritive over nonnutritive suckling in albino rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 93, 752-759.
- Kling, A. 1964 Effects of rhinencephalic lesion on endocrine and somatic development in the rat. *Amer. J. Physiol.*, 206, 1395-1400. cited by Singh & Tobach 1975.
- Krecek, J., & Krecekoa, J. 1957 The development of the regulation of water metabolism. The relation between water and milk intake in infant rats. *Physiol. Bohemos.*, 6, 26-34. cited by Blass et al. 1979.
- 宮本邦雄・藤田統 1978 ラットの母仔関係の研究 (1) —仔の approach behavior と suckling behavior について—、日本動物心理学会第38回大会発表
- 宮本邦雄 1979 ラットの母仔関係に関する研究 (2) —仔の Nipple attachment について—、日本動物心理学会第39回大会発表。
- 宮本邦雄; 藤田統 1980 ラットの母仔関係に関する研究 (3) —母性行動と吸乳行動に及ぼす母仔分離の影響—、日本動物心理学会第40回大会発表。
- Rosenblatt, J.S. 1965 The basis of synchrony in the behavioral interaction between the mother and her offspring in the laboratory rat. In *Determinants of Infant Behavior*, (B.M. Foss ed) 3, Methuen, London.
- Rosenblatt, J.S., & Lehrman, D.S. 1963 Maternal behavior of the laboratory rat. In *Maternal Behavior in Mammals*, (H.L. Reingold ed.), Wiley, New York
- Rouger, Y., Tobach, E., & Schneirla, T.C. 1967 Development of olfactory in the rat pup. *Amer. Zool.*, 792-793. cited by Singh & Tobach 1975
- Singh, P.J., & Tobach, E. 1975 Olfactory bulbectomy and nursing behavior in rat pups (Wistar DAB). *Develop. Psychobiol.*, 8, 151-164.
- Singh, P.J., & Hofer, M.A. 1978 Oxytocin reinstates maternal olfactory cues for nipple orientation and attachment. *Physiol. Behav.*, 20, 385-389.
- Singh, P.J., Tucker, A.M., & Hofer, M.A. 1976 Effects of nasal ZnSO₄ irrigation and olfactory bulbectomy on rat pups. *Physiol. Behav.*, 17, 373-382.
- Stanton, M., Dailey, W., & Amsel, A. 1980 Patterned (single) alternation in 11 and 14-day-old rats under various reward conditions. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 94, 459-471.
- Stoloff, M.L., Kenny, J.T., Blass, E.M., & Hall, W.G. 1980 The role of experience in suckling maintenance in albino rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 94, 847-856.
- Teicer, M.H. 1977 Suckling in the developing rat: The importance of olfaction and a putative nursing pheromone. Unpublished

- doctoral dissertation, The Tohns Hopkins Univ. cited by Blass et al. 1979.
- Teicher, M.H., & Blass, E.M. 1976 Suckling in newborn rats: Eliminated by nipple lavage, reinstated by pup saliva. *Science*. 193, 422-425.
- Teicher, M.H., & Blass, E.M. 1977 First suckling response of the newborn albino rat: The role of olfaction and amniotic fluid. *Science*. 198, 635-636.
- Teicher, M.H., Flaum, L.E., Williams, F.M., Eckhert, S.J., & Lumia, A.R. 1978 Survival, growth and suckling behavior of neonatally bulbectomized rats. *Physiol. Behav.*, 21, 553-561.
- Teitelbaum, P., Cheng, M.F., & Rozin, P. 1969 Development of feeding parallels its recovery after hypothalamic damage. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 67, 430-441.
- Wade, G.N. 1976 Sex hormones, reguratory behaviors, and body weight. In *Advances in the Study of Behavior* (J.S. Rosenblatt, R.A. Hinde, E. Shaw, and C. Beer, eds.). Academic Press, New York.
- Wakerley, J.B., & Drewett, R.F. 1975 Patten of sucking in the infant rat durjng spontaneous milk ejection. *Physiol. Behav.*, 15, 277-281.
- Williams, C.L., Hall, W.G., Rosenblatt, J.S. 1980 Changing oral cues in suckling of weaning-age rats: possible contributions to weaning. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 94, 472-483.
- Wirth, J., & Epstein, A.N. 1976 Ontogeny of thirst in the infant rat. *Amer. J. Physiol.*, 230, 188-198.